

# Efectos de la nutrición sobre el desarrollo reproductivo (pubertad) en los machos rumiantes

John P. Kastelic<sup>(1)</sup>, Leonardo F.C. Brito<sup>(2)</sup>, Albert D. Barth<sup>(3)</sup>

## Introducción

En la reproducción de rumiantes habitualmente se utiliza un macho para dar servicio a varias hembras, pudiendo asignársele desde unas pocas en condiciones típicas de servicio natural (10 a 20) hasta varios miles si el macho es utilizado en inseminación artificial. Por lo tanto, la eficiencia reproductiva de cada macho es considerablemente más importante que la fertilidad de una hembra individual. Dado que la pubertad es un prerrequisito esencial para la reproducción, los factores que controlan el inicio de la pubertad son extremadamente importantes. El objetivo de este artículo es revisar brevemente los efectos de los factores ambientales y nutricionales sobre la pubertad en los machos rumiantes, con especial énfasis en el toro.

En los últimos 10 a 15 años se ha vuelto frecuente emplear para servicio toritos *Bos taurus* de alrededor de un año de edad. Los toritos de año utilizados a una relación con hembras de 1:25 dieron resultados de preñez comparables a los logrados con toros de 2 años<sup>(27)</sup>. El uso de toros jóvenes disminuye los costos de producción, acorta el intervalo generacional y aumenta el progreso genético. Sin embargo, la variación en el inicio de la pubertad lleva a grandes variaciones en la eficiencia reproductiva lograda con toritos. En este sentido, el éxito en el uso de toritos de año exige que los mismos alcancen la pubertad precozmente.

## Efectos de la nutrición post-destete

La mayoría de los toros que son destinados a servicio al año de edad son alimentados con dietas ricas en energía luego del destete. Si estas dietas tienen adecuados niveles de proteína, vitaminas y minerales, pueden acelerar el inicio de la pubertad<sup>(15)</sup>. Si bien distintos niveles nutricionales post-destete pueden afectar la tasa de crecimiento testicular, no está claro si la edad al inicio de la pubertad también es afectada<sup>(23,42)</sup>. En un estudio con diseño factorial 2 x 2<sup>(42)</sup>, toros de razas carniceras fueron alimentados con dietas concentradas con alta energía (alta energía) o dietas voluminosas y menos concentrado (baja energía) desde el destete (6 meses de edad) y por un período de ensayo de 168 días (dos períodos de 77 días separados por un período de ajuste de 14 días). De esta manera hubo cuatro tipos de dietas (Alto-Alto, Alto-Bajo, Bajo-Alto y Bajo-Bajo). Los toros con mayor nivel nutricional tuvieron mayor contorno escrotal, quizás debido a una pubertad más precoz o simplemente por mayor depósito de grasa escrotal (sin diferencias en edad a la pubertad; Tabla 1).

Aunque la dieta "Alto-Alto" parece tener un efecto negativo sobre la calidad seminal, estos toros tuvieron 11,5 a 13,5 meses de edad al ser evaluado su semen. Por lo tanto, los efectos de la nutrición sobre la calidad seminal pueden ser confundidos con los efectos de la inmadurez. En

(1) Agriculture & Agri-Food Canada, Lethbridge Research Centre, Lethbridge AB, Canada.

(2) ABS Global, Inc., DeForest, WI, USA.

(3) Department of Large Animal Clinical Sciences, Western College of Veterinary Medicine, University of Saskatchewan, Saskatoon, SK, Canada.

Publicado en el libro de conferencias del I Simposio Latinoamericano de Reproducción Animal, 7 y 8 de noviembre de 2011, Viña del Mar, Chile.

Súmele ventajas  
a la Inseminación a Tiempo Fijo

**DISPOCEL** *Monouso*

0,6g

DISPOSITIVO INTRAVAGINAL PARA BOVINOS

**DISPOCEL** *MAX*

1,2g

DISPOSITIVO INTRAVAGINAL PARA BOVINOS



**Dextrogenol**  
D-Cloprostenol

**Benzoato de Estradiol VF**

**Dalmarelin**  
Lecirelina - GnRH

**NUEVO**  
**Cipionato de Estradiol VF**

VON FRANKEN S.A.I.C.

Gral. Lavalle 2247/49 - (1602) Florida - Pcia. de Bs. As. - Rep. Argentina

Tel. (54-11)4797-5514 (L. Rotativas) - Fax (54-11)4797-8257

E-mail: [consultas@fatrovonfranken.com.ar](mailto:consultas@fatrovonfranken.com.ar) - [www.fatrovonfranken.com.ar](http://www.fatrovonfranken.com.ar)

**FATRO**  
*von franken*

**Tabla 1.** Efecto del nivel de energía de la dieta (desde los 6 a los 11,5 meses de edad) sobre el contorno escrotal y la calidad seminal (al final del período de prueba) en toros de razas carniceras.

	Nº de toros	Contorno escrotal (cm)	Anormalidades espermáticas (%)
Alto - Alto	21	38,3	24,2
Alto - Bajo	26	36,4	15,2
Bajo - Alto	25	36,4	17,1
Bajo - Bajo	20	35,3	16,4

otro estudio <sup>(44)</sup>, el consumo de dietas con alta energía post-destete (hasta aproximadamente los 12 meses de edad) en razas carniceras no afectó la calidad seminal futura, siempre que las raciones desde 1 a 2 años de edad no causen un excesivo engrasamiento. Ohl y col. <sup>(43)</sup> evaluaron los efectos de la tasa ganancia de peso sobre el aumento del contorno escrotal y la histología testicular en 23 toros de carne medio hermanos. Estos toros fueron alimentados con dietas para lograr alta o baja ganancias desde los 11,6 hasta los 15,3 meses de edad. Al final del período, el contorno escrotal promedio fue 34,0 cm y 31,7 cm para los toros de las raciones de alta y baja energía, respectivamente. Sin embargo, la morfología espermática no difirió entre los grupos en los días 50 y 111. Seidel y col. <sup>(48)</sup> alimentaron dos grupos de toros Angus con 133 y 95% de los requerimientos en total de nutrientes digeribles durante 154 días (desde los 7 hasta los 11 meses de edad). Al final del período de alimentación, los toros alimentados con alta energía tuvieron mayor contorno escrotal. Dado que el peso escrotal pero no sus testículos fueron mayores que los toros de baja energía, quedó claro que el mayor contorno escrotal fue debido a depósito de grasa. Cabe remarcar que en estos estudios las dietas con alta energía post-destete no redujeron la edad en la que se produce semen de buena calidad. En otro estudio <sup>(23)</sup>, los toros de razas Angus y Hereford alimentados con dieta de alta energía (80% de concentrado y 20% forraje voluminoso) desde el destete hasta los 15 meses tuvieron mayor contorno escrotal a los 12 meses, pero no a los 15 meses, que aquellos alimentados con dietas de mediana energía.

Los toros alimentados con dieta de alta energía también tuvieron significativamente menor producción espermática a los 15 meses de edad que

aquellos alimentados con dietas de mediana energía. Por lo tanto, las dietas de alta energía luego de los 12 meses de edad podrían tener un efecto negativo sobre la calidad seminal, quizás debido a una mayor grasa escrotal que afecta la termorregulación testicular.

La restricción proteica en la dieta produce efectos deletéreos sobre la función sexual. En una serie de experimentos <sup>(39,40)</sup>, toros de razas carniceras fueron alimentados con diferentes cantidades de proteína cruda (PC) comenzando a los 8, 10 o 12 meses de edad. Los toros en el grupo control recibieron dietas con aproximadamente 14% de PC, mientras que los grupos tratados recibieron cantidades decrecientes de PC (8, 5 y aproximadamente 1,5%) de 84 a 170 días. La restricción proteica fue tan severa que algunos toros murieron o fueron sacrificados antes de una muerte inminente. Estos toros perdieron aproximadamente un 40% de su peso inicial. El peso de los testículos, epidídimos y vesículas seminales y el diámetro de los túbulos seminíferos y grosor del epitelio seminífero fue reducido en los toros con ingesta proteica restringida. Sin embargo, la morfología y movilidad espermáticas no fueron afectadas negativamente hasta la restricción de 1,5%.

En otro estudio, el peso corporal, contorno escrotal, espermatozoides totales en el eyaculado, y morfología espermática fueron mayores en toros de 12-14 meses que recibieron una dieta con alta proteína (14,5%) comparado con toros que recibieron una dieta baja en proteína (8,5%) desde los 6 hasta los 21 meses de edad <sup>(45)</sup>.

Aunque la nutrición post-destete afectó el contorno escrotal, no está clara si aceleró la producción de semen de buena calidad (ej. madurez).

Parecería que el consumo de alta energía desde el destete hasta los 12 meses de edad no afecta la calidad seminal en la madurez. Sin embargo, la ingesta de energía en exceso en toritos jóvenes puede resultar en un crecimiento anormal de las pezuñas por laminitis <sup>(29)</sup>, así como crecimiento anormal del hueso y cartílago resultante en rigidez y cojera. Además, las dietas con alta energía aumentan el riesgo de rumenitis y abscesos hepáticos, los que pueden llevar a seminovesculitis <sup>(24)</sup>.

## Efectos de la nutrición pre-destete

Hay poca información respecto a los efectos de la alimentación pre-destete sobre el desarrollo

reproductivo. En un estudio clásico de los efectos nutricionales desde las semanas 1 a 80 de edad, 30 terneros Holstein fueron alimentados con dietas de baja, media y alta energía, que proveían 60-75%, 100% y 140-160% de los requerimientos, respectivamente <sup>(14)</sup>. El semen fue colectado a intervalos de 14 días. La restricción desde las semanas 1 a 80 retrasó la pubertad y la producción espermática, sin afectar las tasas de no retorno (Tabla 2).

En otro estudio <sup>(34)</sup>, terneros criados hasta el destete por vacas de primera parición (parición a

los 2 años) tuvieron testículos más chicos al año de edad que aquellos criados por madres mayores. Quizás la pubertad sea demorada en terneros alimentados con restricción, independientemente de la nutrición post-destete. El desarrollo sexual de los toros puede ser dividido en los períodos infantil, prepuberal y puberal (según los cambios en las concentraciones de gonadotrofinas y testosterona). El período infantil, caracterizado por secreciones limitadas de gonadotrofinas y testosterona, se extiende desde el nacimiento hasta las 8 semanas de edad. El período prepuberal (8 a 20 semanas) es caracterizado por un aumento transitorio en la secreción de gonadotrofinas (“aumento temprano de gonadotrofinas”) y subsiguientes aumentos de testosterona. El período puberal se caracteriza por un desarrollo reproductivo acelerado luego de las 20 semanas de edad hasta la pubertad; las secreciones de gonadotrofinas disminuyen pero la secreción de testosterona continúa aumentando <sup>(3, 38)</sup>. Hay evidencias de que los terneros con testículos más chicos, que maduran sexualmente más tarde, secretan menos LH durante la etapa de aumento temprano de gonadotrofinas <sup>(6, 25)</sup>. Además, el

**Tabla 2.** Efecto de la nutrición (1 a 80 semanas) sobre la pubertad y características seminales en toros Holstein.

	Nutrición		
	Baja	Media	Alta
Edad a la pubertad (semanas)	57	49	43
Peso a la pubertad (kg)	255	288	330
Nº de eyaculados hasta las 80 semanas	12	14	19
Espermatozoides por eyaculado (x 10 <sup>9</sup> )	2,3	3,8	3,7
Tasa de no retorno (60-90 días)	74,1	72,9	74,2

**Tric-Vib**<sup>®</sup>  
**NUEVO ASPIRO RASPADOR RECUPERABLE**

Para toma de muestras prepuciales  
**La manera profesional de tomar muestras**

Orificio de aspiración y perfusión de líquidos

Canales de acopio del material del raspaje preputial

Canaletas de acopio del material del raspaje preputial

Cresta con bordes romos para tomar la muestra del fondo de saco preputial

Anillos de raspaje forma de copa troncocónica

Fabrica y distribuye  
 Telfax: 4282-4717. E-mail: elastec@elastec.com.ar

**ELASTEC**  
THE FINEST QUALITY WITH THE MOST EXPERIENCE

aumento en la producción de LH (dado por la LHRH) justo antes del aumento temprano de gonadotrofinas aceleró el desarrollo puberal <sup>(20)</sup>. Administrar LHRH a toros jóvenes cada 2 horas durante 2 semanas (desde las 4 a 6 semanas de edad) aumentó las concentraciones promedio de testosterona y la amplitud de LH a las 24 y 52 semanas de edad. Estos terneros tuvieron mayor crecimiento testicular, mayor espermatogénesis y un mayor número de células de Sertoli por túbulo. Contrariamente, cuando las producciones de LH, FSH y testosterona fueron suprimidas por tratamiento con Leuprolide a las 6, 10 y 14 semanas de edad, el peso testicular fue menor y hubo una menor cantidad de espermátidas y espermatoцитos a las 50 semanas <sup>(19)</sup>. Por lo tanto, la magnitud del aumento temprano de gonadotrofinas (entre las 6 y 20 semanas de edad) parece un factor crítico para el inicio a la pubertad en toros.

El nivel de consumo durante el aumento temprano de gonadotrofinas podría tener un efecto importante sobre la edad a la madurez sexual afectando la multiplicación de las células de Sertoli. A las 20 semanas de edad quedaría establecido el número final de células de Sertoli y el

comienzo de la espermatogénesis. No está claro si el nivel nutricional luego de las 20 semanas tiene un efecto adicional sobre la edad a la pubertad o edad a la madurez sexual (medida por la calidad seminal) en toritos jóvenes.

## Relación entre la nutrición y los mecanismos hormonales

Los mecanismos que controlan la reproducción y el balance energético están intrínsecamente relacionados y han evolucionado para conferir ventajas y garantías a la supervivencia de la especie. El aparato neuronal diseñado para medir la tasa metabólica y el balance energético ha sido denominado "sensor metabólico". Este sensor transforma señales desde las concentraciones circulantes de hormonas específicas en señales neuronales que finalmente regulan al pulso generador de GnRH y controlan la reproducción. Hormonas indicadoras del metabolismo, como la leptina, insulina, hormona de crecimiento (GH) e IGF-I, informan sobre el estado nutricional al eje hipotálamo-hipófiso-gonadal y afectan la función sexual <sup>(12, 52)</sup>.

La leptina, una hormona recientemente des-

**AllVet**  
Tecnología Veterinaria  
www.allvet-tv.com.ar  
ventas@allvet-tv.com.ar Tel: 11 3970 2888



**easi-scan lite**  
Ultrasound Solution



**Trabajá donde quieras y como quieras...**



**EasiScan Remote Display**

- \* 8,4Pulgadas LCD Transflectivo
- \* Wireless ( Sin Cables )
- \* Resistente al Agua
- \* Batería intercambiable
- \* 1,65Kg



**Jornadas Taurus 2012 - STAND 14**

cubierta producida por el tejido adiposo, regula el consumo y el balance energético. El rol crucial de la leptina en la reproducción fue demostrado en los ratones ob/ob (carecen del gen que regula a la leptina). Estos ratones tienen afectada la secreción de GnRH y son infértiles. Sin embargo, el tratamiento con leptina exógena restablece la fertilidad<sup>(9, 55)</sup>. En vacas, el ayuno disminuye las concentraciones de leptina y LH, pero el tratamiento con leptina restablece la secreción de LH<sup>(5, 35)</sup>. Fueron detectados receptores de insulina en el hipotálamo de ratones. Los animales con bloqueo de los receptores de insulina tenían menores concentraciones de LH circulante y alterada la espermatogénesis<sup>(18)</sup>. También fueron descritos receptores de insulina en carneros. El aumento en la secreción de GnRH/LH promovido por una mejor nutrición fue acompañado por aumento en la concentración de insulina circulante y en el líquido cerebroespinal<sup>(11)</sup>. Las concentraciones de GH e IGF-I aumentan durante el desarrollo sexual en humanos y pueden estar involucradas en la regulación de la secreción de GnRH<sup>(53)</sup>. Han sido identificados receptores de insulina e IGF-I en células de Leydig de varias especies<sup>(1, 46)</sup> y receptores de IGF-I en células de Sertoli de ratones<sup>(13)</sup>. El IGF-I aumenta la proliferación de precursores de las células de Leydig en animales inmaduros y aumenta la diferenciación mesenquimática de precursores en células de Leydig cuando es combinada con LH. La insulina e IGF-I estimulan la secreción de testosterona en un modo dosis-dependiente<sup>(10, 33, 49)</sup>. Estas hormonas metabólicas (y quizás otras) podrían estar relacionadas con el desarrollo testicular posterior a la disminución de las concentraciones de gonadotrofinas (durante el período peripuberal).

## Estudios recientes sobre los efectos de la nutrición durante la vida temprana de los toros

Una serie de experimentos fueron recientemente realizados para probar la hipótesis que la nutrición pre-destete afecta el desarrollo sexual en los toros<sup>(47)</sup>. El objetivo de estos ensayos fue evaluar los efectos de la nutrición sobre las concentraciones de hormonas metabólicas endógenas, gonadotrofinas y testosterona, así como el desarrollo sexual, producción espermática y calidad seminal. Estos exper-

imentos fueron publicados en la tesis doctoral de Leonardo F.C. Brito, de la Universidad de Saskatchewan, en 2006 (<http://library.usask.ca/theses/available/etd-04012006-184638/>) y constituye el primer documento que relaciona temporalmente las hormonas metabólicas (leptina, insulina, GH e IGF-I), gonadotrofinas y testosterona durante el período de desarrollo sexual total del toro.

A continuación presentamos una síntesis de los puntos más relevantes de la tesis.

## Animales y diseño experimental

Terneros Angus y cruce Angus x Charolais nacidos de vacas de primera parición fueron destetados a las 8 semanas y utilizados en 4 experimentos. Aunque los terneros fueron destetados a las 8 semanas, la edad común al destete en rodeos comerciales es alrededor de las 26 semanas de edad. Por lo tanto, a los efectos de este artículo, el término post-destete se referirá a los terneros mayores a las 26 semanas, mientras que el término pre-destete se referirá al período anterior a las 26 semanas.

Los experimentos fueron los siguientes:

Experimento I: el período post-destete (27 a 31 semanas hasta 70 semanas).

Experimento II: desde pre-destete (10 a 26-30 semanas) hasta el período post-destete.

Experimento III: restricción nutricional pre-destete.

Experimento IV: suplementación durante el pre-destete.

Las dietas estuvieron compuestas primariamente en base a silo de cebada, grano de cebada y harina de canola y fueron balanceadas para vitaminas y minerales. Las dietas de bajos nutrientes no contenían concentrado. El total de nutrientes digestibles fue balanceado en las dietas de medios y altos nutrientes en base al agregado de concentrado.

En el Experimento I, 40 terneros recibieron la misma dieta de medios nutrientes *ad libitum* desde las 8 hasta las 26 semanas de edad. Luego de las 26 semanas, recibieron dietas de bajos, medios o altos nutrientes *ad libitum* hasta las 70 semanas (dietas de bajos, medios y altos nutrientes contenían 0, 6,6 y 37% de concentrados, respectivamente). En el Experimento II, 37 terneros recibieron dietas de bajos, medios o altos nutrientes *ad libitum* desde las 10 hasta las 70 semanas de edad. En el

Experimento III, 44 terneros recibieron dietas de bajos o medios nutrientes desde las 10 hasta las 26 semanas. Los toros en el grupo de medios nutrientes recibieron las dietas *ad libitum*, mientras que el grupo de bajos nutrientes recibió el 75% de la cantidad consumida por los toros en el grupo de medios nutrientes. Desde la semana 27 hasta la 70, los toros del grupo de medios nutrientes continuaron con la misma dieta (medio-medio), mientras que los toros previamente alimentados con bajos nutrientes, recibieron la misma dieta que el grupo de medios nutrientes (bajo-medio) o de altos nutrientes (bajo-alto) para los toros que previamente recibieron bajos nutrientes. A partir de la semana 27 los toros fueron alimentados *ad libitum*. En el Experimento IV, 33 terneros recibieron dietas de medios o altos nutrientes *ad libitum* desde la 10ª hasta la 30ª semana, mientras que desde la 31ª hasta la 74ª semana, los toros recibieron la misma dieta de medios nutrientes.

En los cuatro experimentos fue medido el peso corporal, la grasa dorsal y el contorno escrotal cada 4 semanas. Una vez que el contorno escrotal alcanzó los 26 cm se procedió a coleccionar semen (electroyacuación) cada 2 semanas. La pubertad fue definida al momento en que por primera vez el eyaculado contenía  $\geq 50$  millones de espermatozoides con  $\geq 10\%$  de móviles <sup>(44)</sup>. Una vez confirmada la pubertad, los eyaculados fueron colectados cada 4 semanas y se determinó la morfología espermática con frotis teñidos con eosina-nigrosina. La madurez sexual fue caracterizada por lograr un eyaculado con  $\geq 70\%$  de espermatozoides con morfología normal <sup>(16)</sup>. Al final del experimento (aproximadamente a los 16 meses de edad), los toros fueron sacrificados y los testículos fueron pesados.

Se obtuvieron muestras de sangre a partir de 7 u 8 toros por grupo en cada experimento. En el Experimento I, se obtuvieron muestras únicas cada 4 semanas desde las 26 hasta las 70 semanas. En el Experimento II se realizó un muestreo de sangre intensiva cada 15 minutos durante 10 hs, cada 4 semanas desde la semana 10 hasta la 26, y a las 44 y 48 semanas. Se administró GnRH después de 10 hs de muestreo intensivo y las muestras fueron colectadas cada 15 minutos durante 90 minutos. Adicionalmente, se obtuvieron muestras únicas de sangre cada 2 a 4 semanas durante los períodos en que no se hacían muestreos intensivos. En el Experimento III, se realizó un muestreo de sangre

luego de un desafío con GnRH cada 4 semanas desde la semana 14 hasta la 34 y muestreos únicos cada 4 semanas durante el período en que no se hacían muestreos intensivos. En el Experimento IV, se realizó un muestreo luego de la administración de GnRH cada 4 semanas desde la semana 14 hasta la 30 y muestreos únicos de sangre cada 4 semanas cuando no se hacían sangrados intensivos. En los experimentos II, III y IV se midió la concentración de LH en suero obtenido durante el período de muestreo intensivo, y luego del tratamiento con GnRH. En las muestras únicas y en muestras grupales (pool) se determinó las concentraciones de leptina, insulina, GH, IGF-I, FSH y testosterona. Las concentraciones de GH fueron determinadas únicamente hasta la semana 33 de edad en el Experimento III y las concentraciones de leptina y GH no fueron evaluadas en el Experimento IV. Las concentraciones de testosterona también fueron medidas en las muestras obtenidas luego de la administración de GnRH en los experimentos II, III y IV, y las concentraciones de FSH determinadas en los sueros obtenidos luego del desafío con GnRH en los experimentos II y III.

## Resultados

### *Experimento I (efectos de la nutrición post-destete)*

El efecto de la nutrición sobre el desarrollo corporal fue inesperado. Los toros alimentados con las dietas de bajos nutrientes fueron más livianos que los toros alimentados con medios nutrientes, pero no difirió significativamente con la de toros de altos nutrientes (Tabla 3). Es difícil explicar los resultados en la ganancia de peso, sin embargo, dado que la ingesta fue *ad libitum*, los toros de bajos nutrientes podrían haber compensado por un mayor consumo. Los toros alimentados con las dietas de medios nutrientes tuvieron más edad a la pubertad, a pesar de ser generalmente más pesados.

### *Experimento II (efecto de la nutrición pre-destete y post-destete)*

Los toros alimentados con dietas de bajos nutrientes fueron más livianos y con testículos más chicos, comparados con los toros alimentados con dietas con medios o altos nutrientes (Tabla 4). El aumento temprano de gonadotropinas se caracterizó por una elevación en la frecuencia de LH, en las concentraciones media y basal, y en la secreción

**Tabla 3.** Promedio ( $\pm$  DE) de edad a la pubertad y madurez sexual, peso testicular y proporción de espermatozoides normales a las 70 semanas de edad en toros carniceros que recibieron dietas con bajos, medios y altos nutrientes desde las 26 hasta las 70 semanas de edad (13 o 14 toros por grupo).

	Nutrición		
	Baja	Media	Alta
Edad a la pubertad (d)	301,6 $\pm$ 7,7a	328,4 $\pm$ 6,2b	299,3 $\pm$ 8,0a
Edad a la madurez (d)	364,5 $\pm$ 11,0	373,7 $\pm$ 11,4	360,8 $\pm$ 14,0
Peso de ambos testículos (g)	618,7 $\pm$ 27,4	573,6 $\pm$ 12,7	610,8 $\pm$ 17,7
Espermatozoides normales (%)	80,2 $\pm$ 6,7	80,2 $\pm$ 5,9	80,7 $\pm$ 9,4

Los números con letras distintas en la misma fila difieren estadísticamente ( $p < 0,05$ ).

**Tabla 4.** Promedio ( $\pm$  DE) de edad a la pubertad y a la madurez, peso testicular y proporción de espermatozoides normales a las 70 semanas de edad en toros de razas carniceras alimentados con dietas de bajos, medios o altos nutrientes desde la 10ª hasta la 70ª semana (12 o 13 toros por grupo).

	Nutrición		
	Baja	Media	Alta
Edad a la pubertad (d)	326,9 $\pm$ 5,5	304,7 $\pm$ 7,4	292,3 $\pm$ 4,6
Edad a la madurez (d)	390,5 $\pm$ 7,9	384,3 $\pm$ 6,8	397,3 $\pm$ 11,4
Peso de ambos testículos (g)	523,9 $\pm$ 25,8a	552,4 $\pm$ 2,1a	655,2 $\pm$ 21,2b
Espermatozoides normales (%)	76,3 $\pm$ 6,0	77,5 $\pm$ 5,5	72,4 $\pm$ 6,0

Los números con letras distintas en la misma fila difieren estadísticamente ( $p < 0,05$ ).

total desde las 10 hasta las 22-26 semanas de edad. Las concentraciones medias de FSH fueron concurrentemente más elevadas. Las concentraciones de IGF-I aumentaron durante la elevación temprana de gonadotropinas, sugiriendo el rol de esta hormona en la regulación del aumento temprano de gonadotropinas en toros. Las concentraciones de leptina e insulina aumentaron luego de la semana 30 de edad por lo que no estuvieron involucradas en la regulación de la secreción de GnRH durante el aumento temprano.

#### *Experimento III (restricción pre-destete con o sin suplementación post-destete)*

Los toros con restricción nutricional pre-destete tuvieron una menor elevación temprana de gonadotropinas, sin embargo, no hubo diferencias en la secreción de LH entre grupos cuando las raciones fueron cambiadas a dietas con medios o altos nutrientes en el período post-destete. Por lo tanto, la nutrición afectó el pulso generador de GnRH en el hipotálamo durante el período de elevación temprana de gonadotropinas. La baja

**ARCA**  
electromedicina

35 años de experiencia en fabricación,  
Asistencia Técnica y Venta de Ecógrafos

Reparación de  
Ecógrafos Nacionales e Importados  
Transductores Compatibles  
Reproducción y Ojo de Elite

Av. Directorio 733 4ºE • C1424CIH • C.A.B.A. // Tel: (011) 4248 - 0575  
Tel/fax: (011) 4924 - 0434 // Movil: (011) 15 - 4057 - 4245 // (011) 15 - 5117 - 4466  
E-mail: arturi@fibertel.com.ar // www.arcamed.com.ar

nutrición pre-destete retrasó el desarrollo corporal y testicular incluso ante una suplementación durante el post-destete. Los toros alimentados con dietas con baja energía pre-destete tuvieron más edad a la pubertad y testículos más chicos a los 16 meses (Tabla 5). La nutrición durante el período pre-destete tuvo marcados efectos a largo plazo sobre el desarrollo sexual, independientemente de la nutrición brindada durante el período peripuberal.

#### Experimento IV (efecto de la suplementación pre-destete)

En este estudio, los toros que recibieron suplementación durante el período pre-destete tuvieron un aumento más sostenido en la frecuencia del pulso de LH durante el período de elevación temprana de gonadotrofinas. La suplementación por encima de los niveles recomendados pre-destete aceleró el desarrollo corporal e incrementó la masa testicular y la producción espermática a los 16 meses de edad (Tabla 6). Debe notarse que los efectos beneficiosos de la suplementación pre-destete se extendieron más allá del período de suplementación.

El contorno escrotal aumentó continuamente durante el período experimental en el grupo de toros de medios nutrientes, mientras que en el grupo de altos nutrientes aumentó hasta la semana 66. Aunque las medidas del contorno escrotal no aumentaron en el grupo de altos nutrientes a las 70 y 74 semanas de edad, permanecieron mayores que las mediciones realizadas en el grupo de medios nutrientes en esos momentos. El volumen testicular aumentó hasta la semana 66 en ambos grupos ( $p < 0,05$ ).

**Tabla 6.** Promedio ( $\pm$  DE) de edad a la pubertad y madurez, peso testicular y proporción de espermatozoides normales a las 74 semanas de edad en toros de razas carniceras que recibieron dietas de medios o altos nutrientes desde la semana 10 hasta la semana 30, y dietas de medios nutrientes desde la semana 31 hasta la 74 (16 o 17 toros por grupo).

	Nutrición	
	Medio	Alto
Edad a la pubertad (d)	326,9 $\pm$ 9,3	314,1 $\pm$ 8,3
Edad a la madurez (d)	381,5 $\pm$ 9,2	380,6 $\pm$ 14,9
Peso de ambos testículos (g)	531,2 $\pm$ 18,4 <sup>a</sup>	610,5 $\pm$ 27,9 <sup>b</sup>
Espermatozoides normales (%)	74,8 $\pm$ 3,5	74,3 $\pm$ 4,6

Los números con letras distintas en la misma fila difieren estadísticamente ( $p < 0,05$ ).

## Discusión

En el Experimento I, la nutrición post-destete no afectó significativamente el peso corporal, probablemente debido a que los toros que recibieron dietas con bajos o medios nutrientes compensaron con un mayor consumo. La falta de diferencias en los pesos se reflejó en la falta de diferencias en la edad al inicio a la pubertad, contorno escrotal a los 12 y 16 meses, y peso testicular a los 16 meses. La bibliografía continúa siendo contradictoria en cuanto a los efectos de la nutrición post-destete sobre la edad al inicio a la pubertad. Sin embargo, las dietas con mayor energía en el período post-destete consistentemente aumentaron el contorno escrotal y el peso testicular a los 12-15 meses de edad.

**Tabla 5.** Promedio ( $\pm$  DE) de edad a la pubertad y madurez, peso testicular y proporción de espermatozoides normales a las 70 semanas de edad en toros de razas carniceras que recibieron dietas de bajos, medios o altos nutrientes desde la semana 10 hasta la semana 26, y dietas de medios o altos nutrientes desde la semana 27 hasta la 70 (14 o 15 toros por grupo).

	Nutrición		
	Medio - Medio	Bajo - Alto	Bajo - Medio
Edad a la pubertad (d)	293,0 $\pm$ 8,0 <sup>a</sup>	333,7 $\pm$ 12,1 <sup>b</sup>	334,0 $\pm$ 8,5 <sup>b</sup>
Edad a la madurez (d)	366,4 $\pm$ 12,8	392,6 $\pm$ 10,6	388,7 $\pm$ 10,8
Peso de ambos testículos (g)	597,4 $\pm$ 11,2 <sup>a</sup>	547,6 $\pm$ 18,6 <sup>ab</sup>	503,1 $\pm$ 22,0 <sup>b</sup>
Espermatozoides normales (%)	78,1 $\pm$ 3,5	77,3 $\pm$ 5,9	78,1 $\pm$ 3,5

Los números con letras distintas en la misma fila difieren estadísticamente ( $p < 0,05$ ).

El consumo de dietas con alta energía durante el período post-destete generalmente acelera el momento de adquisición del máximo tamaño testicular, mientras que la baja nutrición post-destete retrasa el desarrollo de los testículos. Dentro de un rango razonable, la nutrición post-destete parece no influenciar el tamaño testicular en los toros maduros. El efecto de la nutrición sobre la edad a la madurez, determinada por la producción por primera vez de  $\geq 70\%$  de espermatozoides normales, aún no fue claramente explicado. Sin embargo, podría deducirse que el inicio de la pubertad más temprano parecería conducir a una mayor producción de semen de buena calidad en forma más precoz.

En los ensayos presentados, la nutrición pre-destete afectó la secreción de LH durante el aumento temprano de gonadotrofinas, con consecuentes efectos sobre el desarrollo sexual. La nutrición post-destete parece tener mucho menor efecto sobre el desarrollo sexual, aunque no puede realizarse una conclusión definitiva en este sentido, dado que los diferentes niveles nutricionales no resultaron en efectos consistentes sobre el peso corporal en el Experimento I. Los terneros de razas carniceras son criados al pie de la madre y generalmente reciben poca atención nutricional, mientras que la nutrición en terneros de razas lecheras frecuentemente es subóptima. Está claro que las prácticas de manejo nutricional pre-destete tendrán mayores efectos benéficos sobre la función reproductiva que las prácticas post-destete. Estos resultados demostraron que en los toros, como en otras especies y en hembras<sup>(30, 47, 53)</sup>, la nutrición influye sobre la regulación de GnRH, y tiene efectos sobre el desarrollo sexual. La secreción gonadotrófica luego del desafío con GnRH no está consistentemente afectada por la nutrición, indicando que los efectos de la nutrición pueden reflejarse en la hipófisis. No obstante, durante el período de aumento temprano de gonadotrofinas, la nutrición regula al eje hipotálamo-hipófisis-testicular modificando el pulso generador de GnRH en el hipotálamo. La alta nutrición pre-destete resultó en un aumento más sostenido de la frecuencia de LH durante el aumento temprano de gonadotrofinas y en un mayor desarrollo testicular a la madurez. Por lo tanto, la secreción de LH durante el período pre-destete podría realizar un “*priming*” en el desarrollo testicular y determinar un mayor tamaño testicular

en el adulto. Esa conclusión estaría sostenida por el aumento del peso de ambos testículos a las 54 semanas en toritos que recibieron múltiples tratamientos con GnRH pre-destete<sup>(20)</sup>.

Contrariamente, la restricción nutricional pre-destete suprimió la secreción de LH durante el aumento temprano de gonadotrofinas, retrasó la pubertad y redujo el desarrollo testicular a la madurez. Tratamientos prolongados con agonistas de GnRH pre-destete que llevaron a supresión en la secreción de LH provocaron efectos similares<sup>(19)</sup>. La restricción nutricional podría estar asociada con un menor contorno escrotal en toros nacidos a partir de madres de primera parición. Bagu y col. (comunicación personal) observaron una menor secreción de LH en terneros de 8 a 20 semanas de edad nacidos de vaquillonas comparados con los hijos de vacas. No obstante, podría también haber un efecto “*in útero*” sobre el crecimiento y desarrollo del ternero relacionado con un menor tamaño testicular y pubertad demorada en hijos de vaquillonas. La secreción de LH estimulada por la GnRH fue menor en toros que tuvieron una restricción nutricional pre-destete en el Experimento III, indicando algún efecto sobre la función hipofisaria. Una posible explicación para estas diferencias es el diseño diferente en estos dos estudios. En el Experimento II, los toros con bajos nutrientes recibieron solo forraje voluminoso (no concentrado) pero con consumo ilimitado. En el Experimento III el consumo fue limitado en el grupo de bajos nutrientes. Quizás la secreción de LH sea regulada no solamente por la disponibilidad de nutrientes, sino también por el centro hipotalámico responsable del apetito y saciedad<sup>(6)</sup>. Los efectos inhibitorios de una disponibilidad limitada de nutrientes sobre la secreción de LH parecerían ser ejercidos únicamente en el hipotálamo (Experimento II), mientras que la combinación de la disponibilidad limitada de nutrientes con el apetito experimentado en el Experimento III afectó tanto al hipotálamo como a la hipófisis, produciendo una inhibición sobre la secreción de LH mucho más severa.

El aumento de las concentraciones de FSH también fue afectado durante la elevación temprana de gonadotrofinas en estos experimentos. El aumento de FSH parecería estar relacionado con el inicio temprano de la pubertad, como resultó del tratamiento de terneros con bFSH desde las 4

hasta las 8 semanas de edad, en el que hubo una aceleración del crecimiento testicular con una mayor cantidad de células de Sertoli y una espermatogénesis más precoz <sup>(7)</sup>.

Las concentraciones de IGF-I aumentaron constantemente durante los períodos pre-destete y peripuberal, y únicamente alcanzaron un *plateau* (o ligera disminución) al completarse el desarrollo sexual (calidad seminal comparable a la de un toro maduro), indicando que la IGF-I podría estar relacionada con la regulación del desarrollo sexual. La mayor secreción de GnRH/LH asociada con una mayor nutrición estuvo relacionada con concentraciones de IGF-I más altas, mientras que las menores secreciones de GnRH/LH en los casos de restricción nutricional estuvieron asociadas con concentraciones de IGF-I inferiores. Estas asociaciones temporales refuerzan la idea del rol de la IGF-I sobre la secreción de GnRH. Sin embargo, se necesitan mayores estudios para determinar si la IGF-I puede promover la secreción de GnRH en toros. La nutrición afectó también la esteroidogénesis testicular (concentraciones de testosterona), reflejando efectos sobre la cantidad de células de Leydig, su función o ambas. El aumento de testosterona por estimulación con GnRH exógena o fisiológico observado con la edad fue más rápido en toros que recibieron mayor nutrición y demorado en toros restringidos. Dado que la LH y la IGF-I tienen un papel crucial y complementario en promover la proliferación de las células de Leydig, diferenciación y secreción de testosterona <sup>(50, 51)</sup>, los efectos de la nutrición sobre la esteroidogénesis testicular probablemente también sean mediados por la secreción de LH y la concentración de IGF-I. Más aún, las concentraciones de IGF-I explicaron una alta proporción de la variación del tamaño testicular, indicando que la IGF-I podría ser un potente mitógeno testicular. Una observación consistente fue que las concentraciones de leptina, insulina y GH no fueron diferentes entre grupos durante el aumento temprano de gonadotrofinas y por lo tanto no serían responsables de las diferencias en la secreción de LH con las distintas dietas. Por lo tanto, el rol de estas hormonas en la regulación de GnRH, si existiera, sería permisivo. No obstante, la leptina y la insulina tuvieron una buena a moderada correlación con el contorno escrotal y el volumen de ambos testículos en los Experimentos I y II, lo que sugiere que estas hor-

monas podrían promover el desarrollo testicular.

En conclusión, la función reproductiva en los toros podría ser maximizada en base a una dieta con alta nutrición pre-destete y una adecuada nutrición post-destete. En función de estos experimentos, el aumento diario promedio pre-destete debería ser  $>1,2$  kg/día. Se requieren mayores investigaciones para comprender los mecanismos fisiológicos que vinculan la nutrición con la reproducción en los toros, incluyendo una evaluación directa de los efectos de la concentración de IGF-I sobre la secreción de GnRH/LH. La manipulación nutricional y farmacológica sobre el aumento temprano de gonadotrofinas pre-destete también requiere mayores estudios.

### Pubertad en machos ovinos y caprinos

Los efectos de los factores ambientales sobre la pubertad en ovinos y caprinos recibieron menor atención que en estudios similares realizados en toros. Debido a que los pequeños rumiantes tienen una fuerte influencia estacional sobre la reproducción este hecho complica aún más la situación. En carneros y machos cabríos el peso testicular fue máximo al final del verano, con un volumen del eyaculado máximo, mayor número de espermatozoides y calidad espermática poco tiempo después <sup>(21, 28)</sup>. El inicio de la pubertad fue dependiente del desarrollo corporal, del momento del año del nacimiento y de la exposición al fotoperíodo <sup>(28)</sup>. Los machos nacidos al final del invierno o comienzos de la primavera normalmente alcanzaron la pubertad en el otoño. Mientras que los carneros nacidos en el otoño y con una adecuada nutrición desarrollaron una fase puberal de rápido crecimiento testicular. Sin embargo el crecimiento subsecuente se interrumpió, como la regresión testicular durante el invierno en carneros adultos, y los carneros alcanzaron la pubertad en el próximo otoño <sup>(21)</sup>. Este fenómeno fue modificado por manipulación del fotoperíodo rápidamente luego del nacimiento <sup>(2)</sup>. Comenzando alrededor de las 10 semanas de edad, los carneros nacidos en otoño fueron expuestos a días más largos (1 hora de luz aplicada 16-17 hs después del amanecer) durante 11 semanas, seguida por 14 a 16 hs de disminución de horas luz (desde 16 a 8 hs de luz). El peso testicular de los corderos tratados medido en junio (verano) fue el doble que los controles <sup>(22)</sup>. Sin embargo, el efecto fue más pronunciado en carneros de raza lle-de-

France que la raza lechera Lacaune, debido a la mayor estacionalidad de los primeros.

Como consecuencia del tratamiento lumínico, el porcentaje de carneros jóvenes que podría ser usado en IA para pruebas de progenie durante su primer año de vida fue mucho mayor <sup>(21)</sup>. Otros intentos para reducir la duración de los días o reemplazar la disminución gradual de las horas luz por tratamiento con melatonina o cambios bruscos a día cortos han sido menos eficientes <sup>(21)</sup>.

Hubo algunos estudios sobre los efectos de la nutrición sobre la pubertad en pequeños rumiantes. En uno de ellos, los carneros criados en forma intensiva alcanzaron la pubertad y madurez sexual más temprano, fueron más pesados y tuvieron mayor contorno escrotal y mejor calidad seminal a las edades correspondientes que aquellos criados extensivamente <sup>(31)</sup>. En forma similar, en otro estudio <sup>(41)</sup>, la nutrición post-destete de corderos influyó fuertemente sobre la ganancia de peso, con efectos sobre el desarrollo testicular e inicio de la pubertad. Los corderos suplementados alcanzaron la pubertad más temprano con mayor peso y tamaño testicular.

## Bibliografía

1. Abele, V., Pelletier, G., Tremblay, R.R. Radioautographic localization and regulation of the insulin receptors in rat testis. *J Recept Res* 1986;6:461-73.
2. Alberio, R. Role de la photopériode dans le développement de la fonction de reproduction chez l'agneau de France, de la naissance à 21 mois. In: Thèse Doc. 3ème Cycle, Univ. Paris VI (1976), p. 57. Cited by: Chemineau, P., Malpoux, B., Delgadillo, J.A., Guérin, Y., Ravault, J.P., Thimonier, J., Pelletier, J. Control of sheep and goat reproduction: Use of light and melatonin. *AnimReprodSci* 1992;30:157-84.
3. Amann, R.P. Endocrine changes associated with onset of spermatogenesis in Holstein bulls. *J Dairy Sci* 1983;66:2606-22.
4. Amann, R.P., Wise ME, Glass JD, Nett TM. Prepubertal changes in the hypothalamic pituitary axis of Holstein bulls. *BiolReprod* 1986;34:71-80.
5. Amstalden, M., Garcia, M.R., Stanko, R.L., Nizielski, S.E., Morrison, C.D., Keisler, D.H., Williams, G.L. Central infusion of recombinant ovine leptin normalizes plasma insulin and stimulates a novel hypersecretion of luteinizing hormone after short-term fasting in mature beef cows. *BiolReprod* 2002;66:1555-61.
6. Aravindakshan, J.P., Honaramooz, A., Bartlewski, P.M., Beard, A.P., Pierson, R.A., Rawlings, N.C. Pattern of gonadotropin secretion and ultrasonographic evaluation of developmental changes in the testis of early and late maturing bull calves. *Theriogenology* 2000;54:339-54.
7. Bagu, E. T., Madgwick, S., Duggavathi, R., Bartlewski, P.M., Barrett, D.M.W., Huchkowsky, S., Cook, S.J., Rawlings, N.C. *Theriogenology* 2004;62:861-73.
8. Baile, C.A., McLaughlin, C.L. Mechanisms controlling feed intake in ruminants: a review. *J AnimSci* 1987;64:915-22.
9. Barb, C., Kraeling, R. Role of leptin in the regulation of gonadotropin secretion in farm animals. *AnimReprodSci* 2004;82-83:155-167.
10. Bernier, M., Chatelain, P., Mather, J.P., Saez, J.M. Regulation of gonadotropin receptors, gonadotropin responsiveness, and cell multiplication by somatomedin-C and insulin in cultured pig Leydig cells. *J Cell Physiol* 1986;129:257-63.
11. Blache, D., Chagas, L.M., Blackberry, M.A., Vercoe, P.E., Martin, G.B. Metabolic factors affecting the reproductive axis in male sheep. *J ReprodFertil* 2000;120:1-11.
12. Blache, D., Zhang, S., Martin, G.B. Fertility in male sheep: modulators of the acute effects of nutrition on the reproductive axis of male sheep. *ReprodSuppl* 2003;61:387-402.
13. Borland, K., Mita, M., Oppenheimer, C.L., Blinderman, L.A., Massague, J., Hall, P.F., Czech, M.P. The actions of insulin-like growth factors I and II on cultured Sertoli cells. *Endocrinology* 1984;14:240-6.
14. Bratton, R.W., Musgrave, S.D., Dunn, H.O., Foote, R.H. Causes and prevention of reproductive failure in dairy cattle: II. Influence of underfeeding and overfeeding from birth to 80 weeks of age on growth, sexual development, and semen production in Holstein bulls. *Bulletin* 940, New York State College of Agriculture, Ithaca, NY, USA, 45 p, 1959.
15. Bratton, R.W., Musgrave, S.D., Dunn, H.O., Foote, R.H., Henderson, C.R. Semen production and fertility of young bulls raised on three different energy levels of feed intake. *J AnimSci* 1956;15:1296-7(Abstr).
16. Brito, L.F., Silva, A.E., Unanian, M.M., Dode, M.A., Barbosa, R.T., Kastelic, J.P. Sexual development in early- and late-maturing Bosindicus and Bosindicus x Bos taurus crossbred bulls in Brazil. *Theriogenology* 2004;62:1198-1217.
17. Brito, L.F.C. PhD Thesis. Nutrition, metabolic hormones, and sexual development in bulls. Department of Large Animal Clinical Sciences, Western College of Veterinary Medicine, University of Saskatchewan, Saskatoon, Saskatchewan, Canada, 179 pp., 2006

18. Bruning, J.C., Gautam, D., Burks, D.J., Gillette, J., Schubert, M., Orban, P.C., Klein, R., Krone, W., Muller-Wieland, D., Kahn, C.R. Role of brain insulin receptor in control of body weight and reproduction. *Science* 2000;289:2122-5.
19. Chandolia, R.K., Evans, A.C., Rawlings, N.C. Effect of inhibition of increased gonadotrophin secretion before 20 weeks of age in bull calves on testicular development. *J ReprodFertil* 1997;109:65-71.
20. Chandolia, R.K., Honaramooz, A., Bartlewski, P.M., Beard, A.P., Rawlings, N.C. Effects of treatment with LH releasing hormone before the early increase in LH secretion on endocrine and reproductive development in bull calves. *J ReprodFertil* 1997;111:41-50.
21. Chemineau, P., Malpoux, B., Delgadillo, J.A., Guérin, Y., Ravault, J.P., Thimonier, J., Pelletier, J. Control of sheep and goat reproduction: Use of light and melatonin. *AnimReprodSci* 1992;30:157-84.
22. Colas, G., Guerin, Y., Briois, M., Ortavant, R. Photoperiodic control of testicular growth in the ram lamb. *AnimReprodSci* 1987;13:255-62.
23. Coulter, G.H., Carruthers, T.D., Amann, R.P., Kozub, G.C. Testicular development, daily sperm production and epididymal sperm reserves in 15-mo-old Angus and Hereford bulls: effects of bull strain plus dietary energy. *J AnimSci* 1987;64:254-60.
24. Dargatz, D.A., Mortimer, R.G., Ball, L. Vesicular adenitis of bulls: A review. *Theriogenology* 1987;28:513-21.
25. Evans, A., Davies, F., Nasser, L., Bowman, P., Rawlings, N. Differences in early patterns of gonadotrophin secretion between early and late maturing bulls, changes in semen characteristics at puberty. *Theriogenology* 1995;43:569-78.
26. Evans, A., Pierson, R., Garcia, A., McDougall, L., Hrudka, F., Rawlings, N. Changes in Circulating hormone concentrations, testes histology and testes ultrasonography during sexual maturation in beef bulls. *Theriogenology* 1996;46:345-57.
27. Farid, A., Makarechian, M., Price, M.A., Berg, R.T. Repeatability of reproductive performance of beef bulls as yearlings and 2-year-olds at pasture. *AnimReprodSci* 1987;14:21-9.
28. Foster, D.L., Ebling, F.J.P., Claypool, L.E. Timing of puberty by photoperiod. *ReprodNutrDev* 1988;28:349-64.
29. Greenough, P.R., Vermunt, J.J., McKinnon, J.J., Fathy, F.A., Berg, P.A., Cohen, R.D.H. Laminitis-like changes in the claws of feedlot cattle. *Can Vet J* 1990;31:202-8.
30. l'Anson, H., Foster, D.L., Foxcroft, G.R., Booth, P.J. Nutrition and reproduction. In: Milligan, S.R. (Ed.) *Oxford Reviews of Reproduction*. Oxford University Press, Oxford, pp. 239-311, 1991.
31. Kumi-Diaka, J., Djang-Fordjour, T.K., Sekoni, V.O., Ogwu, D. Effect of different husbandry systems on the reproductive development of post-weaning ram lambs under tropical conditions. *Theriogenology* 1985;23:583-91.
32. Lacroix, A., Pelletier, J. Short-term variations in plasma LH and testosterone in bull calves from birth to 1 year of age. *J ReprodFertil* 1979;55:81-5.
33. Lin, T. Regulation of Leydig cell function by insulin-like growth factor-I and binding proteins. *J Androl* 1995;16:193-6.
34. Lunstra, D.D., Gregory, K.E., Cundiff, L.V. Heritability estimates and adjustment factors for the effects of bull age and age of dam on yearling testicular size in breeds of bulls. *Theriogenology* 1988;30:127-36.
35. Maciel, M.N., Zieba, D.A., Amstalden, M., Keisler, D.H., Neves, J.P., Williams, G.L. Leptin prevents fasting-mediated reductions in pulsatile secretion of luteinizing hormone and enhances its gonadotropin-releasing hormone-mediated release in heifers. *BiolReprod* 2004;70:229-35.
36. Martin, G.B., Walkden-Brown, S.W. Nutritional influences on reproduction in mature male sheep and goats. *J ReprodFertilSuppl* 1995;49:437-49.
37. McCarthy, M.S., Convey, E.M., Hafs, H.D. Serum hormonal changes and testicular response to LH during puberty in bulls. *BiolReprod* 1979;20:1221-7.
38. McCarthy, M.S., Hafs, H.D., Convey, E.M. Serum hormone patterns associated with growth and sexual development in bulls. *J AnimSci* 1979;49:1012-20.
39. Meacham, T.N., Cunha, T.J., Warnick, A.C., Hentges Jr., J.F., Hargrove, D.D. Influence of low protein rations on growth and semen characteristics of young beef bulls. *J AnimSci* 1963;22:115-20.
40. Meacham, T.N., Warnick, A.C., Cunha, T.J., Hentges Jr., J.F., Shirley, R.L. Hematological and histological changes in young beef bulls fed low protein rations. *J AnimSci* 1964;23:380-4.
41. Mukasa-Mugerwa, E., Ezaz, Z. Relationship of testicular growth and size to age, body weight and onset of puberty in Menz ram lambs. *Theriogenology* 1992;38:979-88.
42. Mwansa, P.B., Makarechian, M. The effect of post weaning level of dietary energy on sex drive and semen quality of young beef bulls. *Theriogenology* 1991;35:1169-78.
43. Oh, M.W., Ott, R.S., Faulkner, D.B., Hornbuckle, T. Effects of rate of gain on scrotal circumference and histopathologic features of the testes of half-sibling yearling beef bulls. *Am J Vet Res* 1996;57:844-7.
44. Pruitt, R.J., Corah, L.R., Stevenson, J.S. Effect of energy intake after weaning on the sexual development of beef bulls. II Age of first mating, age at puberty, testosterone

- and scrotal circumference. *J AnimSci* 1986;63:579-85.
45. Rekwot, P.I., Oyedipe, E.O., Akerejola, O.O., Kumi-Diaka, J. The effect of protein intake on body weight, scrotal circumference and semen products of Bunaji bulls and their Friesian crosses in Nigeria. *AnimReprodSci* 1988;16:1-9.
  46. Rouiller-Fabre, V., Lecref, L., Gautier, C., Saez, J.M., Habert, R. Expression and effect of insulin-like growth factor I on rat fetal Leydig cell function and differentiation. *Endocrinology* 1998;139:2926-34.
  47. Schneider, J.E. Energy balance and reproduction. *PhysiolBehav* 2004;81:289-317.
  48. Seidel, G.E.Jr, Pickett, B.W., Wilsey, C.O., Seidel, S.M. Effect of high level of nutrition on reproductive characteristics of Angus bulls. 9th International Congress on Animal Reproduction and Artificial Insemination, III. Symposia (Free communications) 359, 1980 (Abstr).
  49. Spiteri-Grech, J., Nieschlag, E. The role of growth hormone and insulin-like growth factor I in the regulation of male reproductive function. *Horm Res* 1992;38:(Suppl 1)22-7.
  50. Wang, G., Hardy, M.P. Development of Leydig cells in the insulin-like growth factor-I (IGF-I) knockout mouse: effects of IGF-I replacement and gonadotropic stimulation. *BiolReprod* 2004;70:632-9.
  51. Wang, G.M., O'Shaughnessy, P.J., Chubb, C., Robaire, B., Hardy, M.P. Effects of insulin-like growth factor I on steroidogenic enzyme expression levels in mouse Leydig cells. *Endocrinology* 2003;144:5058-64.
  52. Williams, G.L. Nutrition factors and reproduction, In: Knobil, E., Neil, J.D. (Eds.) *Encyclopedia of Reproduction*. Academic Press, San Diego, pp. 412-22, 1998.
  53. Wilson, M.E. The impact of the GH-IGF-I axis on gonadotropin secretion: inferences from animal models. *J PediatrEndocrinolMetab* 2001;14:115-40.
  54. Wolf, F.R., Almquist, J.O., Hale, E.B. Prepuberal behavior and puberal characteristics of beef bulls on high nutrient allowance. *J AnimSci* 1965;24:761-5.
  55. Zieba, D.A., Amstalden, M., Williams, G.L. Regulatory roles of leptin in reproduction and metabolism: a comparative review. *DomestAnimEndocrinol* 2005;29:166-85.